

Descomposición de helófitos en un humedal semiárido hipertrófico

por

Maria Dolores Ribeiro Orge¹, Miguel Álvarez Cobelas², Palmira Rioloobos² & Santos Cirujano³

¹ Dpto. de Ciencias Exatas e da Terra, Universidade do Estado da Bahia (UNEB).

Rodovia Alagoinhas-Salvador, km 3. 48.000-000 Alagoinhas – Bahia, Brasil. mdrorge@campus2.uneb.br

² Centro de Ciencias Medioambientales, Serrano 115 dpdo., E-28006 Madrid, España. malvarez@ccma.csic.es

³ Real Jardín Botánico, Plaza de Murillo 2, E-28014 Madrid, España. santos@ma-rjb.csic.es

Resumen

Este es el primer estudio que se realiza en España sobre la descomposición de la hojarasca de *Cladium mariscus* (masiega) y *Phragmites australis* (carrizo) en un humedal hipertrófico mediterráneo, el Parque Nacional Las Tablas de Daimiel, en el que se realizaron dos experimentos de descomposición con hojas de las dos especies. Las hojas se introdujeron en bolsas de plástico perforadas (descomposición a 7 meses) y no perforadas (descomposición a 14 meses) con objeto de evaluar la descomposición total debida a invertebrados, microorganismos y procesos estrictamente químicos, y la debida sólo a la quimio-microbiología. A pesar del carácter hipertrófico del humedal, que debía favorecer la descomposición de las plantas, observamos un proceso en que la descomposición fue lenta en ambas especies, lo cual dio como resultado que un año y medio más tarde todavía quedara sin descomponer más de la mitad de su biomasa seca. No hubo diferencias estadísticamente significativas en las tasas diarias de descomposición de materia total entre especies o experimentos, siendo dichas tasas bajas: $0,0022 \pm 0,001 \text{ día}^{-1}$ y $0,0029 \pm 0,002 \text{ día}^{-1}$ en la descomposición total de *Cladium* y *Phragmites*, y $0,0019 \pm 0,001 \text{ día}^{-1}$ y $0,0016 \pm 0,001 \text{ día}^{-1}$ en su descomposición químico-microbiológica, lo cual indica que la intervención de los invertebrados en el proceso de descomposición, globalmente considerada, fue despreciable. Para ambos helófitos hubo una fase inicial de lavado en la que ocurrieron las tasas más elevadas ($P \leq 0,05$) de pérdida de materia vegetal y nutrientes (nitrógeno y fósforo). *Phragmites australis* liberó más fósforo inorgánico ($P < 0,1$) que *C. mariscus*, pero la liberación de nitrógeno inorgánico al medio fue similar en ambas especies. Las tasas de liberación de nutrientes fueron unas diez veces superiores a las de pérdida de biomasa vegetal en los dos macrófitos. No se encontró correlación significativa alguna entre las tasas de descomposición y las variables ambientales. Nuestros resultados indican una lenta descomposición de la hojarasca en la zona del estudio, lo que sin duda contribuye a la eutrofización del agua y a que exista una sedimentación orgánica muy elevada en el humedal.

Palabras clave: *Cladium mariscus*, descomposición, España, fósforo, humedal hipertrófico, lavado, nitrógeno, Parque Nacional Las Tablas de Daimiel, *Phragmites australis*.

Abstract

This study represents the first attempt to outline the dynamics of litter decomposition of *Cladium mariscus* (cut-sedge) and *Phragmites australis* (common-reed) in Las Tablas de Daimiel National Park (Central Spain). From April 1998 to September 1999, two experiments were conducted to measure the overall decomposition in large-pore bags (7 months) and the chemical-microbiological decomposition in entire bags (14 months). Despite the hypertrophic condition of the wetland, that might have enhanced plant litter decaying rates, decomposition was a slow process in Las Tablas de Daimiel for both species, resulting in more than 50% of initial biomass a year and a half later. There were no significant correlations between environmental variables and decomposition rates. An initial phase of leaching with the highest rates ($P \leq 0.05$) of mass loss and nutrients occurred for both plant species. Throughout the incubation period, no significant differences were observed between both species and experiments, and the average daily rates of mass loss were low: $0.0022 \pm 0.001 \text{ day}^{-1}$ for *C. mariscus* and $0.0029 \pm 0.002 \text{ day}^{-1}$ for *P. australis* in the overall decomposition experiment, and respectively $0.0019 \pm 0.001 \text{ day}^{-1}$ and $0.0016 \pm 0.001 \text{ day}^{-1}$ due to chemical-microbiological decomposition, suggesting the negligible significance of invertebrates in the plant decomposition process. Furthermore, no significant difference was observed for nutrient release, except that *Phragmites* lost more phosphorus ($P < 0.1$) than *Cladium*. Plant litter decaying rates were roughly an order of magnitude lower than nutrient release rates in both species. Our results suggest that slow decomposition rates of helophytic plant biomass increases organic matter sedimentation and reduces water quality of Las Tablas de Daimiel National Park.

Key words: *Cladium mariscus*, decomposition, hypertrophic wetland, Las Tablas de Daimiel National Park, leaching, nitrogen, phosphorus, *Phragmites australis*, Spain.

Introducción

El patrón y la tasa de descomposición de la materia vegetal pueden variar significativamente entre las distintas especies de helófitos, ya que los constituyentes estructurales de la hojarasca pueden ser más o menos resistentes a la descomposición (Polunin, 1982). Los helófitos suelen tener mucha fibra y un alto contenido en lignina, como ocurre en *Phragmites australis*, que se descomponen lentamente y tienden a acumularse en los sedimentos, con el consiguiente problema de relleno de las cubetas de los humedales (Polunin, 1984). Además, los polisacáridos estructurales de las paredes celulares (celulosa y hemicelulosa) se ligan químicamente a la lignina, para formar lignocelulosa, un complejo que hace a dichos polisacáridos menos accesibles a las enzimas que descomponen la lignina (Webster & Benfield, 1986).

En la descomposición de la materia vegetal intervienen, además de las características estructurales de cada especie, los factores ambientales, entre los que hay que destacar, entre otros, el tipo de comunidad microbiana dominante en el humedal, la concentración de nutrientes en el agua y en el sedimento, la temperatura, la concentración de oxígeno disuelto, el pH, la profundidad o las características del sedimento (Vymazal, 1995; Qualls & Richardson, 2000; Newman & al., 2001).

Entre los nutrientes del agua que pueden influir sobre la acción de los descomponedores el nitrógeno es uno de los más comunes, ya que puede limitar el crecimiento de la biomasa microbiana (Heal & al., 1999). Así, Davis & Van der Valk (1978) establecen una correlación positiva entre la concentración inicial de nitrógeno y la pérdida de masa seca durante la descomposición, constatando que los tejidos vegetales de *Typha glauca* ricos en nitrógeno pierden más masa durante la descomposición que los de *Scirpus fluviatilis*, más pobres en ese elemento. También la adición de nitrógeno y fósforo a la hojarasca de *Phragmites australis* puede incrementar su descomposición (Polunin, 1982). Además, los tejidos vegetales con altos contenidos de carbono y nitrógeno se descomponen más rápidamente (Vymazal, 1995).

Teóricamente, la relación óptima (en peso) de carbono y nitrógeno para el crecimiento microbiano sobre restos vegetales en descomposición es de 25, pero los hongos y bacterias pueden descomponer sustratos con valores mucho más altos. La materia vegetal muerta puede contener entre el 0,1 y el 5% de nitrógeno, y su relación Carbono:Nitrógeno varía de 20 a 500, lo que regula las tasas potenciales de descomposición. Los materiales con una relación C:N inferior a

20 se descomponen rápidamente, liberando amonio, mientras que si la relación C:N es de 25-75 el proceso resulta más lento (Heal & al., 1999).

Aunque en España hay estudios sobre la descomposición vegetal en la hojarasca fluvial (Pozo & al., 1997; Menéndez & al., 2001; Díez & al., 2002) y en helófitos del género *Juncus* en Doñana (Álvarez & al., 2001), este trabajo es el primero que describe las dinámicas de descomposición de masiega y carrizo en humedales españoles. Se trata de las dos principales especies de helófitos presentes en el Parque Nacional de Las Tablas de Daimiel (PNTD), *Cladium mariscus* (L.) Pohl (masiega) y *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel (carrizo), que actualmente, junto con el agua embalsada, controlan el funcionamiento ecológico de este humedal hipertrófico con elevadas concentraciones de nitrógeno y fósforo en agua y sedimentos. Además de estimar las tasas de destrucción de la hojarasca y la liberación de nutrientes de la misma, en este trabajo se compara también la actividad químico-microbiológica con el papel de los invertebrados durante el proceso de descomposición.

Material y métodos

Área de estudio

El PNTD es una llanura de inundación situada en la zona central de España, concretamente en la Comunidad Autónoma de Castilla-La Mancha, provincia de Ciudad Real (39° 08' N y 3° 43' W; Álvarez Cobelas & Cirujano, 1996). Se trata de un humedal con zonas de aguas someras estacionales que alternan con otras más profundas y permanentes. Hasta fechas muy recientes el humedal se mantenía por los desbordamientos de los ríos Guadiana y Gigüela, potenciado por las aguas freáticas del acuífero 23 (ó 4.04, Mancha Occidental). De las 20 000 ha inundables de la zona en el Alto Guadiana existentes hasta 1956, en la actualidad sólo se conservan 1675 ha, incluidas en las 1925 ha con que cuenta el PNTD (Álvarez Cobelas & Cirujano, 1996). Dadas las precipitaciones medias de 412 mm/año y las temperaturas medias de 14,40 °C (Álvarez Cobelas & Verdugo, 1996), el territorio puede considerarse incluido dentro del tipo de clima Mesomediterráneo Seco (Rivas Martínez & al., 2002).

Durante el último decenio y medio el único aporte superficial importante de agua ha sido el del río Gigüela, ya que el Guadiana ha permanecido seco desde 1986. La composición química del agua es bastante homogénea, siendo los sulfatos y el calcio los iones más abundantes. El contenido de nutrientes es muy elevado y los indicadores de eutrofización (DQO, nitrógeno inorgánico, fósforo total y ortofos-

fato; Cirujano & al., 1996) ponen de manifiesto el carácter hipertrófico de las aguas con promedios de $2,82 \pm 1,03$ y $0,30 \pm 0,17$ mg/L de nitrógeno y fósforo totales, respectivamente, para el periodo considerado en el presente estudio (Álvarez Cobelas & al., 2001). En los sedimentos de la zona de muestreo las concentraciones porcentuales (respecto al peso seco de sedimento) de carbono, nitrógeno y fósforo ascienden a 7,700, 0,220 y 0,069, respectivamente (Ribeiro Orge, datos inéditos).

Para la realización de los experimentos de descomposición se eligió el enclave denominado “molino de Molemocho”, ya que se trata de un punto con inundación permanente y una profundidad media algo superior a 1 m (Fig.1).

Experimentos de descomposición in situ

La descomposición de la hojarasca en el agua tiene dos componentes principales: uno químico y otro biológico. El primero es fundamentalmente una liberación de sustancias desde el material vegetal hacia el agua, mientras que el segundo se debe a la actividad de los organismos descomponedores y ramoneadores (bacterias, hongos e invertebrados).

Para cada helófito se preparó una “hojarasca mixta” compuesta de hojas y tallos, mezclados y secados a 80 °C hasta peso constante. En peso, la relación Carbono:Nitrógeno:Fósforo de dicha hojarasca mixta ascendió a 2353:188:1 y 364:12:1 para masiega y carrizo, respectivamente, con cocientes Carbono:Nitrógeno de 12,5 y 31,6 (Ribeiro Orge, datos inéditos). La descomposición de cada especie vegetal fue seguida por

separado durante el periodo de junio de 1998 a septiembre de 1999, con dos experimentos de descomposición: uno a corto plazo (7 meses) con bolsas de plástico (40 × 25 cm) perforadas, para medir la descomposición total de la hojarasca, y otro a largo plazo (14 meses) con bolsas de plástico enteras (40 × 25 cm), para medir sólo los efectos de la actividad químico-microbiológica sobre la descomposición de las dos especies. Así pues, las bolsas perforadas permitían evaluar la actividad tanto de invertebrados como de microorganismos y la estrictamente química, mientras que en las bolsas enteras se consideraba únicamente la intervención de los procesos químicos y microbiológicos en el proceso de descomposición; las diferencias en los resultados entre ambos tipos de bolsa, por tanto, permitirían cuantificar la importancia de los invertebrados en dicho proceso.

Para la descomposición total se prepararon 18 bolsas perforadas por especie (poros de 3 mm), que contenían unos 4 g de hojarasca mixta por bolsa. Las 36 bolsas cerradas y marcadas fueron sumergidas a 1 m de profundidad el día 10 de junio de 1998 y se recogieron mensualmente tres bolsas de cada especie, hasta concluir los siete meses.

En el estudio de la descomposición químico-microbiológica se utilizaron 45 bolsas enteras de plástico por especie. Cada bolsa se rellenó con unos 4 g de hojarasca mixta y 0,5 litros de agua de la zona. Las 45 bolsas cerradas, marcadas y con la hojarasca de carrizo fueron sumergidas a 1 m de profundidad en abril de 1998, y recogidas mensualmente por triplicado hasta junio de 1999. Las otras 45 bolsas conteniendo la hojarasca de masiega fueron sumergidas en julio de 1998 y recogidas mensualmente por triplicado hasta septiembre de 1999. En total, esta experiencia tuvo una duración de 14 meses para ambas especies.

En cada muestreo de bolsas se registraron las siguientes variables físico-químicas del agua local: temperatura, oxígeno disuelto, pH y conductividad (corregida para T, °C, Fig. 2). Una vez en el laboratorio, se midió el volumen final de agua en cada bolsa, se tomaron muestras de agua para análisis de nutrientes disueltos y la biomasa vegetal remanente fue secada en estufa a 80 °C durante varios días y posteriormente pesada hasta peso constante. Los análisis químicos del nitrato presente en las bolsas se llevaron a cabo por el método de Bachmann & Canfield (1992), mientras que los de amonio y ortofosfato siguieron las técnicas de Nessler y del ácido fosfomolibdico, respectivamente, descritas en los protocolos de APHA (1992). Un análisis preliminar mostró que la cantidad de nitrito presente en las bolsas de descomposición era despreciable y, por eso, no se midió.

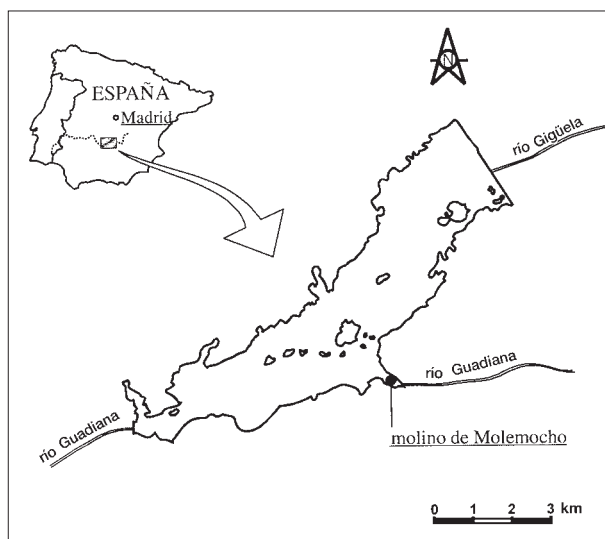


Fig. 1. Localización de la zona en la que se realizó la experiencia (Molino de Molemocho) en el Parque Nacional Las Tablas de Daimiel.

Cálculos y análisis estadísticos

Como es costumbre en estudios de esta índole (Petersen & Cummins, 1974), los datos de la descomposición de la materia vegetal estructural, medidos a partir de las pérdidas de peso seco de la hojarasca en las bolsas, también se representaron como pérdidas porcentuales respecto al peso inicial de la misma introducido en las bolsas, y se ajustaron a funciones lineales para especie y tratamiento (bolsas enteras y perforadas). Dichas funciones se compararon luego con un análisis de la covarianza, seguido de una prueba de Tukey (Sokal & Rohlf, 1995) al objeto de evaluar si las pendientes de regresión, que son un indicador global de la descomposición, diferían del carrizo a la masiega y entre la descomposición total (bolsas perforadas) y la químico-microbiológica. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el paquete informático STATISTICA.

La tasa de descomposición (k) se calculó para cada tratamiento y especie mediante la función exponencial simple:

$$e^{-kt} = M_t / M_o \quad (\text{Ecuación 1})$$

donde M_t es la masa vegetal existente al final de un tiempo t , en días, y M_o , la masa vegetal originalmente puesta en la bolsa de plástico; dicha función es la más usada en estudios de esta clase (Olson, 1963). Los resultados tienen la unidad "día⁻¹". La tasa se estimó para cada bolsa, y después se obtuvo un valor promedio basado en las tres réplicas. Para comparar nuestros datos con los de la literatura, recalculamos en la unidad día⁻¹ todas las tasas con unidades mayores de tiempo (semana, mes y año), y empleamos la misma función exponencial anterior para transformar las tasas de porcentaje de masa remanente en tasas de descomposición, sustituyendo la componente M_t / M_o por el porcentaje de la masa remanente en escala decimal.

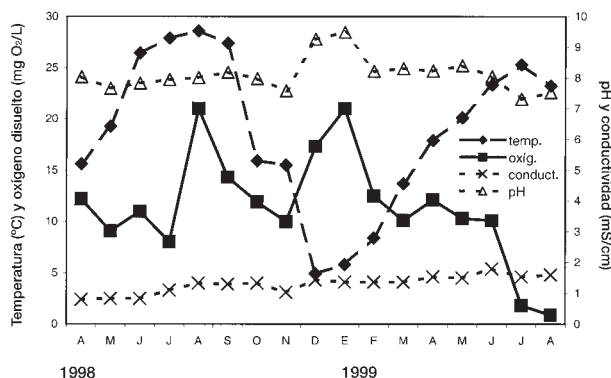


Fig. 2. Datos físico-químicos del agua registrados en la zona de Molino de Molemocho durante el periodo de estudio.

Usando la misma función exponencial precedente, estimamos la tasa de liberación de nitrógeno y fósforo inorgánicos a partir de sus concentraciones en las bolsas enteras. Es decir, evaluamos la liberación químico-microbiológica de los nutrientes inorgánicos durante la descomposición. Para el nitrógeno inorgánico, sumamos las concentraciones en nitrógeno de nitratos y amonio, mientras que para el fósforo inorgánico empleamos únicamente las del ortofosfato. Como en el caso de la descomposición de la materia total, los cálculos se han realizado individualmente para cada bolsa, pero luego se estimaron la media y la desviación típica de las tres réplicas de cada especie tomadas en cada fecha de muestreo.

Para contrastar si existían diferencias significativas entre la diferentes tasas de descomposición se utilizó la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney, ya que la gran dispersión de los datos no garantiza la normalidad de los mismos.

Resultados

Durante los experimentos in situ, la temperatura del agua osciló estacionalmente entre 5 y 28 °C; el oxí-

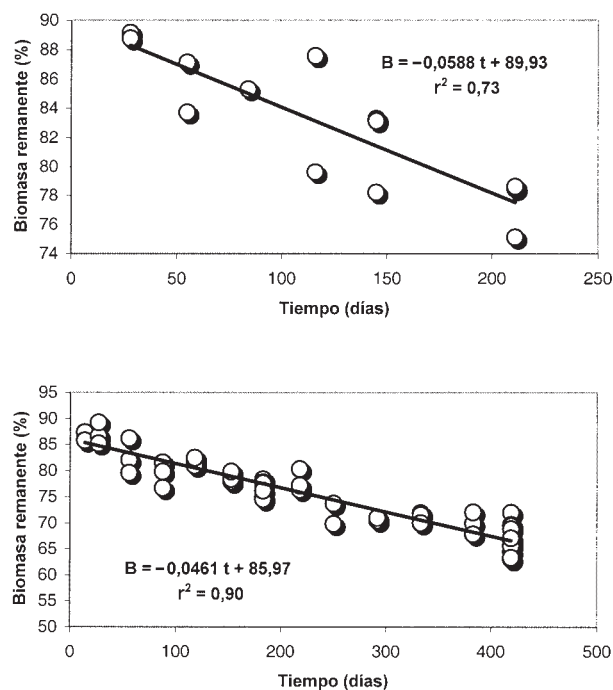


Fig. 3. Descomposición total (bolsas perforadas, gráfico superior) y químico-microbiológica (bolsas enteras, gráfico inferior) de *Cladium mariscus* en Las Tablas de Daimiel, representada por el porcentaje de la biomasa original que subsiste en las bolsas a lo largo del tiempo. Se ha ajustado una regresión lineal frente al tiempo (en días) y calculado el coeficiente de determinación (r^2), que es en ambos casos estadísticamente significativo al nivel del 5%.

geno disuelto lo hizo entre 8 y 20 mg/L, con un descenso muy acusado al final de las pruebas; la conductividad varió en forma creciente desde 1200 a 1700 microS/cm y el pH resultó casi siempre ligeramente alcalino (7-8 unidades), si bien con unas cifras superiores a 9 a comienzos de 1999 (Fig. 2).

La descomposición de ambas especies en Las Tablas de Daimiel es un proceso bastante lento (Figs. 3 y 4). Un año y medio después de su inicio, aún quedaba más de la mitad de la biomasa seca sin descomponer. El análisis de la covarianza, seguido de la prueba de Tukey indican que, desde el punto de vista químico-microbiológico, la velocidad de descomposición de los restos de hojas de *Phragmites* y *Cladium* no son estadísticamente diferentes ($P = 0,126$). Sin embargo, la descomposición total es ligeramente más lenta en el caso de *Cladium* ($P = 0,033$). Contra lo que cabría esperar, la descomposición total no tiene lugar más rápidamente que la químico-microbiológica para cada especie individual (Figs. 3 y 4); el análisis de la covarianza aplicado a las regresiones, seguido de la prueba de Tukey, no sugiere diferencias estadísticamente significativas entre los tipos de descomposición para ambas especies ($P = 0,386$ y $P = 0,294$ para *Cladium* y *Phragmites*, respectivamente).

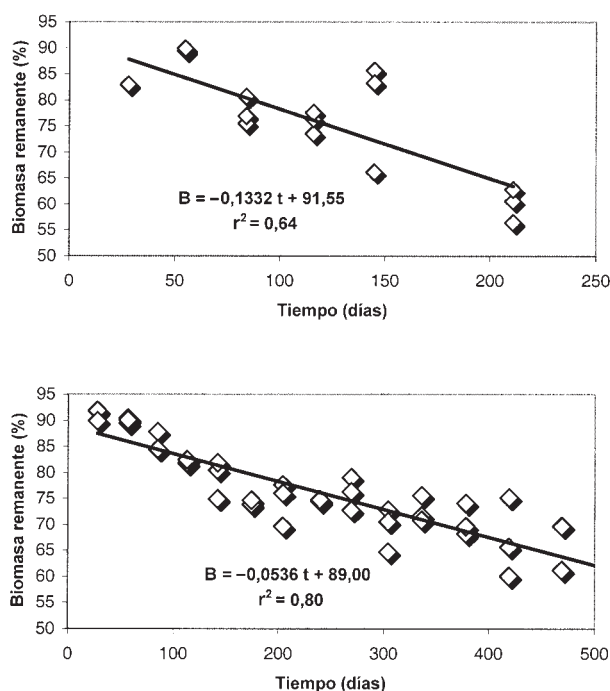


Fig. 4. Descomposición total (bolsas perforadas, gráfico superior) y químico-microbiológica (bolsas enteras, gráfico inferior) de *Phragmites australis* en Las Tablas de Daimiel, representada por el porcentaje de la biomasa original que subsiste en las bolsas a lo largo del tiempo. Se ha ajustado una regresión lineal frente al tiempo (en días) y calculado el coeficiente de determinación (r^2), que es en ambos casos estadísticamente significativo al nivel del 5%.

Respecto a las tasas de descomposición de la materia vegetal (k , Ecuación 1), no se observaron diferencias estadísticamente significativas (prueba U de Mann-Whitney, $P > 0,1$) en las tasas entre especies ni tampoco entre tratamientos con bolsas enteras y bolsas perforadas ($P > 0,1$). La descomposición de la materia vegetal sucedió a un ritmo similar en ambas plantas y la intervención de los invertebrados en la descomposición resultó despreciable frente a la actividad químico-microbiológica. Estos resultados apoyan los estimados más arriba con los análisis de la covarianza.

Finalizado el periodo de siete meses de incubación de la hojarasca en cada experimento, no se detectaron diferencias significativas ($P > 0,1$) entre la tasa media de descomposición total (bolsas perforadas) de *C. mariscus* ($0,0022 \pm 0,001$ día⁻¹) con respecto a la de *P. australis* ($0,0029 \pm 0,002$ día⁻¹). Esta similitud de las tasas de descomposición entre especies también se constató en la descomposición químico-microbiológica pasados 14 meses ($0,0019 \pm 0,001$ y $0,0016 \pm 0,001$ día⁻¹, respectivamente). En general, las tasas no fueron constantes a lo largo de este estudio (Figs. 5 y 6).

En los dos experimentos de descomposición con bolsas cerradas, se pudo identificar por lo menos una fase inicial tras 28 días de experiencia, cuyas tasas –siempre superiores– fueron atribuidas al lavado (“leaching”) de los compuestos vegetales solubles. Analizando esta fase inicial por separado, encontramos que las tasas de descomposición de la hojarasca en las bolsas perforadas fueron de $0,0044$ día⁻¹ para *C. mariscus* y de $0,0067$ día⁻¹ para *P. australis*; mientras que en las bolsas enteras las respectivas tasas fueron de $0,0050$ día⁻¹ y $0,0033$ día⁻¹. Relacionando el lavado total en las bolsas perforadas con el lavado químico-microbiológico en las bolsas enteras, se pudo estable-

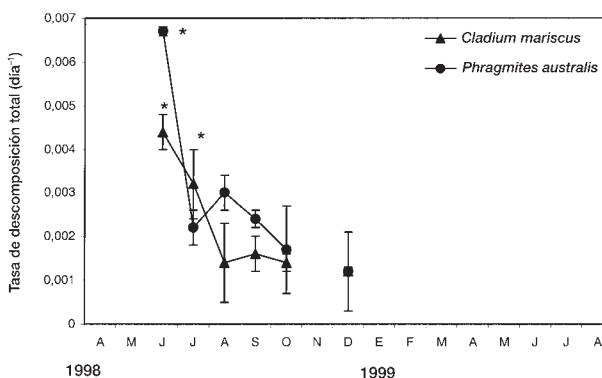


Fig. 5. Tasa de descomposición total de la materia vegetal de los helófitos en bolsas de plástico perforadas (3 mm). Las barras verticales son las desviaciones típicas obtenidas para cada fecha tras los análisis en tres réplicas. El asterisco indica una diferencia significativa (prueba U de Mann-Whitney, $P = 0,05$) entre periodos de incubación consecutivos (promedios ± 1 desviación típica).

cer el siguiente patrón (U de Mann-Whitney, $P < 0,05$) para la pérdida de materia vegetal por lavado: *P. australis* (lavado total) $>$ *C. mariscus* (lavado total) = *C. mariscus* (lavado químico-microbiológico) $>$ *P. australis* (lavado químico-microbiológico).

Tampoco se registraron diferencias significativas en la liberación de nutrientes inorgánicos (nitrógeno y fósforo), con excepción de *P. australis*, que liberó más fósforo ($P < 0,1$) tras 14 meses de descomposición microbiológica (bolsas enteras). Las tasas diarias medias de las pérdidas de nitrógeno y fósforo inorgánicos fueron unas 10 veces mayores que las registradas para las pérdidas de materia vegetal estructural: de $0,0205 \pm 0,026$ y $0,0019 \pm 0,0023$ día⁻¹ para *C. mariscus*, y de $0,0225 \pm 0,02$ y $0,0031 \pm 0,0034$ día⁻¹ para *P. australis*, respectivamente (Figs. 7 y 8).

En el experimento de descomposición químico-microbiológica con las bolsas enteras también se pudo

identificar una fase inicial de lavado de los nutrientes (28 días) con tasas de liberación de nitrógeno y fósforo inorgánicos significativamente más altas (U de Mann-Whitney, $P < 0,05$) tanto en *C. mariscus* (0,09 y 0,08 día⁻¹) como en *P. australis* (0,07 y 0,13 día⁻¹) (Figs. 7 y 8).

No hemos encontrado ninguna correlación significativa referida a características físico-químicas del agua del humedal (temperatura, oxígeno disuelto, conductividad y pH) que explicara la variabilidad de las tasas de descomposición de la materia total ni de la liberación de nutrientes inorgánicos en cada especie.

Discusión

Globalmente consideradas, las variaciones anuales de temperatura no tuvieron una influencia decisiva sobre la actividad microbiana descomponedora, a diferencia de lo que se ha referido en experimentos realizados en otras zonas geográficas en los cuales las diferencias térmicas son más acusadas (Windham, 2001). Esto no quiere decir que en momentos concretos no hubiera efecto de la temperatura sobre las tasas de descomposición pero, dado que el estudio se llevó a cabo con tomas mensuales de muestras y que la variabilidad diaria de la temperatura en el humedal es muy notable (Álvarez Cobelas, datos inéditos), es probable que plazos tan largos promediaran las tasas, impidiendo que éstas reflejen las oscilaciones térmicas estacionales. Tampoco tuvieron influencia significativa sobre dicha actividad las variables químicas del agua medidas in situ a lo largo de la experiencia, lo cual contrasta con lo referido en la bibliografía (Webster & Benfield, 1986; Vymazal, 1995), pero aquí

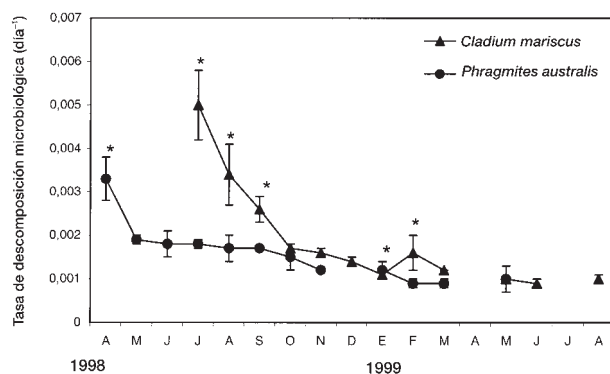


Fig. 6. Tasa de descomposición químico-microbiológica de la materia vegetal de helófitos en bolsas de plástico enteras. Las barras verticales son las desviaciones típicas obtenidas para cada fecha tras los análisis de tres réplicas. El asterisco indica una diferencia significativa (prueba U de Mann-Whitney, $P < 0,05$) entre periodos de incubación consecutivos (promedios ± 1 desviación típica).

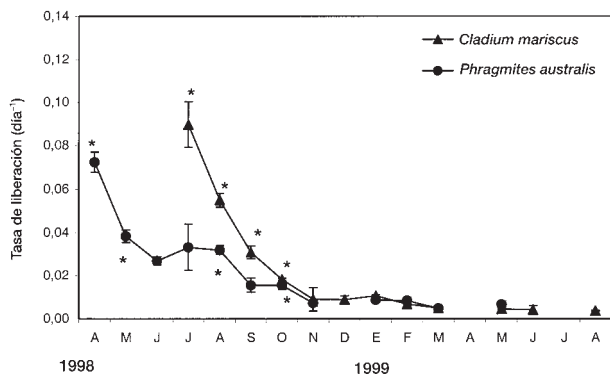


Fig. 7. Tasa de liberación de nitrógeno inorgánico durante la descomposición químico-microbiológica de la materia vegetal de los helófitos (bolsas enteras). El asterisco indica una diferencia significativa (prueba U de Mann-Whitney, $P < 0,05$) entre periodos de incubación consecutivos (promedios ± 1 desviación típica).

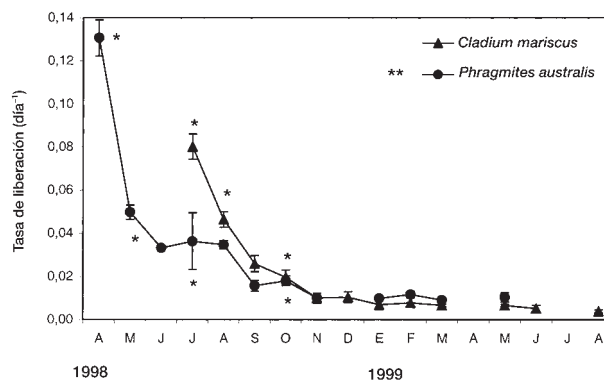


Fig. 8. Tasa de liberación de fósforo inorgánico durante la descomposición químico-microbiológica de la materia vegetal de helófitos (bolsas enteras). El asterisco indica una diferencia significativa (prueba U de Mann-Whitney, $P < 0,05$) entre periodos de incubación consecutivos, mientras que los dos asteriscos señalan una diferencia significativa (prueba U de Mann-Whitney, $P < 0,1$) entre especies (promedios ± 1 desviación típica).

de nuevo puede argüirse el efecto integrador del tiempo transcurrido entre muestreos sobre la calidad del agua presente en las bolsas enteras. Además, las tasas de descomposición van cambiando también en relación con los cambios en la calidad del material (Heal & al., 1999); es decir, el efecto endógeno tendría mucha más influencia sobre las tasas que el exógeno.

Nuestro estudio no detecta diferencia significativa entre las tasas diarias medias de la descomposición total (bolsas perforadas) y las del proceso estrictamente químico-microbiológico (bolsas enteras) para ambas especies, como se deduce de la aplicación de la prueba de Mann-Whitney. Este resultado representa un indicio en contra del posible establecimiento de un ambiente artificial dentro de las bolsas enteras. También descarta la influencia determinante de los invertebrados en la destrucción de la hojarasca, lo cual no es de extrañar a la vista de la escasa biomasa de invertebrados bentónicos presente en el humedal (Casado & al., 1996).

La descomposición inicial de *C. mariscus* en ambos experimentos, más lenta y pausada inicialmente (Figs. 5-6), sugiere una mayor resistencia de su hojarasca al lavado y a la actividad biológica. La descomposición inicial de *P. australis*, mucho más alta en las bolsas perforadas tras 28 días de incubación, probablemente se debiera a un intenso lavado favorecido por una mayor actividad de los invertebrados. Para explicar las diferencias entre los resultados de sus descomposiciones total y químico-microbiológica (Figs. 3-6), podemos establecer la siguiente hipótesis: las menores tasas químico-microbiológicas podrían reflejar una inmadurez de la comunidad bacteriana en el agua local utilizada para llenar todas las bolsas del experimento de este helófito en abril de 1998. Esta hipótesis se basa en el estudio del plancton local realizado por Ortega Mayagoitia (2001), quien detectó una mayor densidad y/o diversidad de bacterias y de zooplancton (ciliados, rotíferos y copépodos) durante los meses de verano a otoño en el molino de Molemocho. Hay que tener en cuenta que el proceso natural de senescencia de la parte aérea de *P. australis* (planta con tallos anuales) se inicia en otoño, al igual que para gran parte de las hojas y eje floral de *C. mariscus* (planta con hojas verdes durante todo el año). Los máximos posteriores de liberación de nutrientes durante la descomposición químico-microbiológica coinciden con las estaciones climáticas de un mayor predominio de ciliados, rotíferos y copépodos.

Los resultados de otros estudios de descomposición de helófitos dan una idea de la amplia variedad de tasas diarias que se pueden obtener, incluso para las mismas especies. Esta variabilidad puede reflejar la gran diversidad de métodos empleados y/o el estado

trófico del humedal estudiado. Para *Cladium jamaicense*, especie afín a *C. mariscus*, los valores pueden variar de 0,0004 día⁻¹ (Newman & al., 2001) a 0,0009 día⁻¹ (Davis, 1991) en distintas zonas oligotróficas de los Everglades de Florida, mientras que las tasas diarias para *P. australis* pueden oscilar entre 0,0034 día⁻¹ en los humedales eutróficos del sur de Francia (Ibáñez & al., 1999) y 0,0007 día⁻¹ en humedales oligotróficos de influencia marina en New Jersey, donde se utilizaron bolsas con 2 mm de poro (Windham, 2001). Nuestras tasas fueron similares a la cifra de 0,0016 día⁻¹ obtenida por Andersen (1978), pero menores que la de 0,0035 día⁻¹ obtenida por Mason & Bryant (1974) para *P. australis* en los Norfolk Broads británicos. En España, otros experimentos de descomposición con carrizo fluvial han dado como resultado unas tasas incluso superiores en ambientes menos eutróficos que Las Tablas (0,0036-0,0046 día⁻¹, Menéndez & al., 2001). En cualquier caso, se trata de cifras bastante inferiores a las de descomposición de otras plantas presentes en los humedales, como es el caso de los juncos de Doñana (Álvarez & al., 2001).

Analizando por separado esa fase inicial de lavado sobre la materia vegetal, tras el primer mes, nuestros resultados para *C. mariscus* (0,0044 día⁻¹) y *P. australis* (0,0067 día⁻¹) son más altos que el valor registrado por Windham (2001) para la segunda especie (0,002 día⁻¹) en un humedal oligotrófico norteamericano, pero mucho más bajos que el rango 0,077-0,054 día⁻¹ obtenido por Mason & Bryant (1974) para dicha especie en un ambiente eutrófico inglés. El lavado inicial contribuye considerablemente a la pérdida de la materia orgánica en el proceso de descomposición (Heal & al., 1999), y suele ser mucho más intenso durante las primeras 24 horas (Webster & Benfield, 1986), con coeficientes de pérdidas de la biomasa seca inicial que pueden variar desde 0,16 día⁻¹ (Berrie, 1976), ó 0,22-0,51 día⁻¹ (Saunders, 1976), hasta más de 0,69 día⁻¹ (Vymazal, 1995). En un experimento corto de siete días que se hizo para evaluar la importancia del lavado inicial en la descomposición (bolsas enteras; Ribeiro Orge, datos inéditos), las pérdidas de nitrógeno y fósforo para *C. mariscus* (0,57 y 0,55 día⁻¹, respectivamente) y *P. australis* (0,41 y 0,38 día⁻¹, respectivamente) fueron notablemente más altas que las registradas tras 28 días para *C. mariscus* (0,09 y 0,08 día⁻¹, respectivamente) y *P. australis* (0,07 y 0,13 día⁻¹, respectivamente), como muestran las Figs. 7 y 8, lo que señala la importancia del intenso lavado de los compuestos solubles que precede a la pérdida de la propia materia vegetal particulada.

Aunque, de acuerdo con otros autores, los tejidos vegetales con altos contenidos en nitrógeno se descomponen más rápidamente, liberándolo al medio

(Vymazal, 1995), nosotros no hemos constatado diferencias apreciables en la descomposición entre carrizo y masiega, a pesar de que la segunda contiene relativamente más nitrógeno que el primero (Ribeiro Orge, datos inéditos). Tampoco el hecho de ser un humedal hipertrófico, con muchos nutrientes en el agua, favoreció la descomposición, a diferencia de lo que asegura algún autor (Polunin, 1982).

Como conclusión, si asociamos los resultados de este estudio a los de otros paralelos en el humedal, constatamos que: 1) el PNTD es un humedal muy somero en la mayor parte de su extensión (profundidad media: 0,90 m; Álvarez Cobelas, 1996); 2) la producción vegetal de su vegetación emergente es muy alta (Ribeiro Orge, datos inéditos); 3) la sedimentación resulta muy elevada, pero mayoritariamente procede de materia orgánica vegetal (Sánchez Carrillo & al., 2001); 4) la concentración de nutrientes en el agua tiene un origen en buena parte autóctono (Sánchez Carrillo & Álvarez Cobelas, 2001); 5) el cociente Carbono:Nitrógeno es similar en los sedimentos al presente en el carrizo (30-35:1 en peso; Ribeiro Orge, datos inéditos); y 6) los aportes hídricos actuales son insuficientes para el funcionamiento tradicional del humedal, que es el que ocurría hace 30 años (Álvarez Cobelas & al., 2001). Todos estos hechos, unidos a la lenta descomposición de la vegetación que hemos comprobado en este trabajo, con *Phragmites* como el principal componente de la vegetación emergente en la actualidad (Álvarez Cobelas & al., 2001), dan como resultado la respuesta ecológica actual del PNTD. Por lo tanto, las bajas tasas diarias de descomposición en *Cladium* y *Phragmites* indican un lento reciclado de la materia orgánica, lo que origina la acumulación de biomasa vegetal, el aumento extraordinario de la sedimentación orgánica y el incremento de la eutrofia en el humedal de Las Tablas de Daimiel. Una gestión adecuada del Parque Nacional, pues, debería contemplar explícitamente la dinámica de la vegetación emergente, es decir, su crecimiento y su descomposición.

Agradecimientos

Este trabajo se ha realizado en el marco del Convenio de Colaboración Organismo Autónomo de Parques Nacionales-CSIC (Centro de Ciencias Medioambientales y Real Jardín Botánico). La Agencia Española de Cooperación Internacional (AECI, Programa MUTIS) ha ofrecido a María Dolores Ribeiro Orge una beca para la realización de su tesis doctoral en España, uno de cuyos capítulos está representado parcialmente por este estudio de descomposición. Agradecemos también las facilidades y la ayuda prestadas por el personal del Parque Nacional Las Tablas de Daimiel, insustituibles en este trabajo. La revisión del manuscrito por dos científicos desconocidos lo ha mejorado considerablemente, y nos es muy grato reconocerlo aquí.

Referencias bibliográficas

- Álvarez, S., Rico, E., Guerrero, M.C. & Montes, C. 2001. Decomposition of *Juncus maritimus* in two shallow lakes of Doñana National Park. *Int. Rev. Hydrobiol.* 86: 541-554.
- Álvarez Cobelas, M. 1996. Geografía y morfometría. In: Álvarez Cobelas, M. & Cirujano, S. (eds.), *Las Tablas de Daimiel: Ecología acuática y sociedad*: 23-29. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- Álvarez Cobelas, M. & Cirujano, S. (eds.) 1996. *Las Tablas de Daimiel: Ecología acuática y sociedad*. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- Álvarez Cobelas, M. & Verdugo, M. 1996. Climatología. In: Álvarez Cobelas, M. & Cirujano, S. (eds.), *Las Tablas de Daimiel: Ecología acuática y sociedad*: 47-55. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- Álvarez Cobelas, M., Cirujano, S. & Sánchez-Carrillo, S. 2001. Hydrological and botanical man-made changes in the Spanish wetland of Las Tablas de Daimiel. *Biol. Conserv.* 97: 89-98.
- Andersen, O.F.O. 1978. Effects of nutrient level on the decomposition of *Phragmites communis* Trin. *Arch. Hydrobiol.* 84: 42-54.
- APHA 1992. *Métodos normalizados para el análisis de aguas potables y residuales*. 17.ª edición. Editorial Díaz de Santos. Madrid.
- Bachmann, R.W. & Canfield, D.E. 1992. Use of an alternative method for monitoring total nitrogen concentrations in Florida lakes. *Hydrobiologia* 323: 1-8.
- Berrie, A.D. 1976. Detritus, micro-organisms and animals in fresh water. In: Anderson, J.M., & Macfadyen, A. (eds.), *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*: 323-338. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Casado, C., García Avilés, J., Mollá, S. & Maltchik, L. 1996. Macroinvertebrados bentónicos. In: Álvarez Cobelas, M. & Cirujano, S. (eds.), *Las Tablas de Daimiel: Ecología acuática y sociedad*: 159-170. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- Cirujano, S., Casado, C., Bernués, M. & Camargo, J.A. 1996. Ecological study of Las Tablas de Daimiel National Park (Ciudad Real, Central Spain): Differences in water physico-chemistry and vegetation between 1974 y 1989. *Biol. Conserv.* 75: 211-215.
- Davis, S.M. 1991. Growth, decomposition and nutrient retention of *Cladium jamaicense* Crantz and *Typha domingensis* Pers. in the Florida Everglades. *Aquat. Bot.* 40: 203-224.
- Davis, C.B. & Van der Valk, A.G. 1978. Litter decomposition in prairie glacial marshes. In: Good, R.E., Whigham, D.F. & Simpson, R.L. (eds.), *Freshwater wetlands: Ecological processes and management potential*: 99-113. Academic Press. New York.
- Díez, J., Elósegui, A., Chauvet, E. & Pozo, J. 2002. Breakdown of wood in the Agüera stream. *Freshwat. Biol.* 47: 2205-2216.
- Heal, O.W., Anderson, J.M. & Swift, M.J. 1999. Plant litter quality and decomposition: a historical overview. In: Cadisch, G. & Giller, K.E. (eds.), *Driven by nature: Plant litter quality and decomposition*: 3-30. CABI Publishing. Wallingford.
- Ibáñez, C., Day jr., J.W. & Pont, D. 1999. Primary production and decomposition of wetlands of the Rhône Delta, France: Interactive impacts of human modifications and relative sea level rise. *J. Coastal Res.* 15: 717-731.
- Mason, C.F. & Bryant, R.J. 1974. Production, nutrient content and decomposition of *Phragmites communis* Trin. and *Typha angustifolia* L. *J. Ecol.* 63: 71-95.
- Menéndez, M., Martínez, M., Hernández, O. & Comín, F.A. 2001. Comparison of leaf decomposition in two Mediterranean rivers: a large eutrophic river and an oligotrophic stream (S Catalonia, NE Spain). *Int. Rev. Hydrobiol.* 86: 475-486.

- Newman, S., Kumpf, H., Laing, J.A. & Kennedy, W.C. 2001. Decomposition responses to phosphorus enrichment in an Everglades (USA) slough. *Biogeochemistry* 54: 229-250.
- Olson, J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 323-331.
- Ortega Mayagoitia, E. 2001. *El plancton de Las Tablas de Daimiel: factores que controlan su dinámica*. Tesis doctoral. Universidad de Valencia.
- Petersen, R.C. & Cummins, K.W. 1974. Leaf processing in a woodland stream. *Freshwat. Biol.* 4: 343-368.
- Polunin, N.V.C. 1982. Processes contributing to the decay of reed (*Phragmites australis*) litter in fresh water. *Arch. Hydrobiol.* 94: 182-209.
- Polunin, N.V.C. 1984. The decomposition of emergent macrophytes in fresh water. *Adv. Ecol. Res.* 14: 115-166.
- Pozo, J., González, E., Díez, J. & Elósegui, A. 1997. Leaf-litter budgets in two contrasted forested streams. *Limnetica* 13: 77-84.
- Qualls, R.G. & Richardson, C.J. 2000. Phosphorus enrichment affects litter decomposition, immobilization, and soil microbial phosphorus in wetland mesocosms. *Soil. Sci. Soc. Amer. Proc.* 64: 799-808.
- Rivas Martínez, S., Díaz, T.E., Fernández González, F., Izco, J., Loidi, J., Lousã, M. & Penas, A. 2002. Vascular plant communities of Spain and Portugal. *Itinera Geobot.* 15: 5-432.
- Sánchez Carrillo, S. & Álvarez Cobelas, M. 2001. Nutrient dynamics and eutrophication patterns in a semi-arid wetland: the effects of fluctuating hydrology. *Water, Air and Soil Pollut.* 131: 97-118.
- Sánchez Carrillo, S., Álvarez Cobelas, M. & Angeler, D.G. 2001. Sedimentation in the semi-arid freshwater wetland Las Tablas de Daimiel (Spain). *Wetlands* 21: 112-124.
- Saunders, G.W. 1976. Decomposition in freshwater. In: Anderson, J.M. & Macfadyen, A. (eds.), *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*: 341-372. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1995). *Biometry*. 3rd edition. W.H. Freeman & Co. New York.
- Vymazal, J. 1995. *Algae and element cycling in wetlands*. CRC Press. Boca Ratón, Florida.
- Webster, J.R. & Benfield, E.F. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 567-94.
- Windham, L. 2001. Comparison of biomass production and decomposition between *Phragmites australis* (common reed) and *Spartina patens* (salt hay grass) in brackish tidal marshes of New Jersey, USA. *Wetlands* 21: 179-188.

Recibido: 2-VII-2003

Aceptado: 1-IV-2004

